

## Effects of hurricanes on the stability of reef-associated landscapes

### Efectos de los huracanes sobre la estabilidad de paisajes asociados con arrecifes coralinos

R Rioja-Nieto<sup>1\*</sup>, X Chiappa-Carrara<sup>1</sup>, C Sheppard<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Unidad Multidisciplinaria de Docencia Investigación-Sisal, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto de Abrigo s/n, CP 97355 Sisal, Yucatán, México.

<sup>2</sup> Department of Biological Sciences, University of Warwick, Coventry CV4 7AL, United Kingdom.

\* Corresponding author. E-mail: rrioja@ciencias.unam.mx

**ABSTRACT.** The effects of Hurricane Emily (July 2005, Category 4) on nine different benthic substrates in the reef-associated landscape along the west coast of Cozumel (Mexico) were evaluated by comparing the cover of nine types of substrate on ground-truthed sites before (ten months) and after (two months) the hurricane. Four substrates showed significant differences (Wilcoxon signed-rank test,  $P < 0.05$ ). Coverage of sand and sand over rock increased, while that of seagrass and hard corals decreased. The effects of the hurricane on soft corals diminished below 10 m depth. Sites between 0.5 and 5.5 m were less affected towards the southwest of the island, where the reefs are more developed. Algal cover was similar to pre-hurricane values after two months, which suggests fast algal recolonization. Cozumel reefs are considered to be healthy; however, a possible increase in the abundance of macroalgae as a result of hurricanes coupled with poorly regulated tourism activities could eventually favor a phase shift in the system.

*Key words:* hurricane effects, coral reef landscape, Cozumel.

**RESUMEN.** Se evaluó el efecto del huracán Emily (julio de 2005, categoría 4) en nueve distintos tipos de sustrato bentónico del paisaje arrecifal de la isla de Cozumel (México) al comparar la cobertura del sustrato, antes (diez meses) y después (dos meses) del huracán, en distintos sitios a lo largo de la costa oeste de la isla. Cuatro tipos de sustrato mostraron diferencias significativas (prueba de rangos con signo de Wilcoxon,  $P < 0.05$ ). La cobertura de arena y arena sobre roca aumentó, mientras que la de pastos marinos y corales disminuyó. Los efectos del huracán sobre los corales blandos disminuyeron por debajo de los 10 m de profundidad. Aquellos sitios localizados entre 0.5 y 5.5 m fueron menos afectados hacia el suroeste de la isla, donde los arrecifes de coral están más desarrollados. Después de dos meses la cobertura de las macroalgas presentó valores similares a los observados antes del huracán, lo que sugiere una rápida recolonización algal. Los arrecifes de Cozumel se consideran saludables; sin embargo, un aumento en la abundancia de macroalgas como resultado de huracanes acoplado con actividades turísticas no reguladas adecuadamente podría favorecer un cambio de fase en este sistema.

*Palabras clave:* huracanes, paisaje arrecifal, Cozumel.

## INTRODUCTION

The high wind speeds, high waves, torrential rains, and storm surges associated with hurricanes affect shallow marine communities, and this is reflected by changes in the coverage of benthic organisms, local distribution of species, and habitat diversity (Connell 1978, Woodley *et al.* 1981, Massel and Done 1993, Adams 2001, Fourqurean and Rutten 2004, Gardner *et al.* 2005). Several studies have evaluated the effects of major hurricanes on coral reefs, with just a few assessing the impact on the back-reef habitats. In general, effects on reef systems tend to be highly variable (Fenner 1991, Bythell *et al.* 1993, Fourqurean and Rutten 2004) depending on the characteristics of the hurricane and local conditions, including depth, reef slope, shelf width, exposure (fore or back reef), presence of dislodged material (Woodley *et al.* 1981), and the size, shape, structural strength, and degree of attachment to the substratum of the organisms (Massel and Done 1993, Fourqurean and Rutten

## INTRODUCCIÓN

Los vientos de alta velocidad y las olas altas, lluvias torrenciales y mareas de tormenta asociadas con huracanes afectan las comunidades marinas someras, lo cual se refleja en cambios en la cobertura de organismos bentónicos, la distribución local de las especies y la diversidad de hábitat (Connell 1978, Woodley *et al.* 1981, Massel y Done 1993, Adams 2001, Fourqurean y Rutten 2004, Gardner *et al.* 2005). Varios estudios han evaluado los efectos de los huracanes más fuertes sobre los arrecifes coralinos, pero pocos han estudiado el impacto sobre los hábitats localizados en la zona posterior de los arrecifes. En general, los efectos sobre los sistemas arrecifales tienden a ser muy variables (Fenner 1991, Bythell *et al.* 1993, Fourqurean y Rutten 2004) dependiendo de las características del huracán y de las condiciones locales, incluyendo la profundidad, pendiente arrecifal, ancho de la plataforma, exposición (arrecife anterior o posterior), presencia de material desprendido (Woodley *et al.* 1981), y el

2004, Cruz-Palacios and van Tussenbroek 2005). In seagrass meadows and beds of macroalgae damage seems to be species-specific and impacts include defoliation, exposure of below-ground parts, detachment, burial, sand abrasion, and mortality caused by decreased salinity and increased water turbidity (Ballantine 1984, Preen *et al.* 1995, Cruz-Palacios and van Tussenbroek 2005). Benthic macroalgae in the Caribbean have shown recovery between three weeks (Ballantine 1984) and eight months (Mumby *et al.* 2005). Seagrass communities recover to pre-hurricane status after one year (Fourqurean and Rutten 2004). In more recent decades, coral reefs in the Caribbean have not fully recovered (Connell 1997, Gardner *et al.* 2005). Following coral mortality, reefs may develop into an “alternate state”, commonly dominated by macroalgae (Knowlton 1992, Hughes 1994, Bellwood *et al.* 2004, Rogers and Miller 2006), which can become persistent (Aronson and Precht 2006, Steneck 2006). In the Mexican Caribbean, estimates of hurricane return rate vary from one every 7.5 years to one every 18.5 years (Jordán-Dahlgren and Rodríguez-Martínez 2003). For the Cozumel area the return rate has been estimated at one every 7.5 years (Fenner 1998). However, storm frequency in the Atlantic region has increased since 1995 (Emanuel 2005, Klotzbach and Gray 2008) and it is expected to keep the same trend in the future (Smith *et al.* 2010); therefore, the influence of hurricanes on marine benthic communities in the region is likely to increase. In 2005, Cozumel was directly affected by two of the strongest hurricanes recorded for the region, Emily and Wilma, with just three months of difference between them. Álvarez-Filip *et al.* (2009) assessed the effect of both hurricanes on six barrier reefs. Reef coral cover decreased substantially (accumulated cover reduction of 56%) and the hurricanes exposed large amounts of bare substratum. Fenner (1991) studied the effect of a hurricane in Cozumel (Hurricane Gilbert in 1988) and observed a decrease in average coral cover. To date, studies of hurricane impacts in Cozumel have focused on coral reefs and none have evaluated the effect on habitats associated with the reefs, which, from a landscape perspective, have a greater coverage than the reefs themselves (Rioja-Nieto 2007).

In the present study, the changes in cover of nine classes of benthic substrate of habitats associated with the coral reefs in Cozumel (Mexico) were evaluated after Hurricane Emily affected the area as a Category 4 hurricane with sustained winds between 210 and 249 km h<sup>-1</sup> (Franklin and Brown 2006). The area studied contains patches of corals and is mainly dominated by macroalgae, seagrasses, and sand and rock with limited vegetation (Rioja-Nieto 2007), typical of many Caribbean reef systems.

## MATERIAL AND METHODS

Cozumel Island lies approximately 20 km off the coast of Quintana Roo, in the Mexican Caribbean (INE 1998). The hurricane season starts in June and lasts until the end of

tamaño, forma, fuerza estructural y grado de fijación al sustrato de los organismos (Massel y Done 1993, Fourqurean y Rutten 2004, Cruz-Palacios y van Tussenbroek 2005). En las praderas de pastos marinos y macroalgas el daño parece ser específico de cada especie y los efectos incluyen defoliación, exposición de las partes bajo tierra, desprendimiento, enterramiento, abrasión de arena y mortalidad causada por una disminución de la salinidad y un aumento de la turbidez del agua (Ballantine 1984, Preen *et al.* 1995, Cruz-Palacios y van Tussenbroek 2005). Las macroalgas bentónicas del Caribe logran su recuperación entre tres semanas (Ballantine 1984) y ocho meses (Mumby *et al.* 2005). Las comunidades de pastos marinos recuperan su estatus prehuracán después de un año (Fourqurean y Rutten 2004). En décadas recientes, los arrecifes coralinos del Caribe no se han recuperado plenamente (Connell 1997, Gardner *et al.* 2005). Tras la mortalidad de los corales, los arrecifes pueden convertirse en un “estado alternativo”, comúnmente dominado por macroalgas (Knowlton 1992, Hughes 1994, Bellwood *et al.* 2004, Rogers y Miller 2006), que puede llegar a ser persistente (Aronson y Precht 2006, Steneck 2006). En el Caribe mexicano, las estimaciones de la tasa de retorno de huracanes varían de uno cada 7.5 años a uno cada 18.5 años (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003). Para la zona de Cozumel, la tasa de retorno se ha estimado en uno cada 7.5 años (Fenner 1998). Sin embargo, la frecuencia de las tormentas en la región del Atlántico ha aumentado desde 1995 (Emanuel 2005, Klotzbach y Gray 2008) y se espera que esta tendencia se mantenga en el futuro (Smith *et al.* 2010); por lo tanto, es probable que aumente el impacto de los huracanes en las comunidades bentónicas marinas de la región. En 2005, la isla de Cozumel se vio directamente afectada por dos de los huracanes más fuertes registrados para la región, Emily y Wilma, con sólo tres meses de diferencia entre ellos. Álvarez-Filip *et al.* (2009) evaluaron el efecto de ambos huracanes sobre seis arrecifes de barrera. La cobertura coralina disminuyó sustancialmente (reducción de cobertura acumulada de 56%) y los huracanes expusieron una gran cantidad de sustrato. Fenner (1991) estudió el efecto de un huracán en Cozumel (huracán Gilbert en 1988) y observó una reducción de la cobertura coralina promedio. A la fecha, los estudios de los efectos de huracanes en Cozumel se han enfocado en los arrecifes de coral y ninguno ha evaluado el impacto sobre los hábitats asociados con los arrecifes, los cuales, desde una perspectiva de paisaje, tienen mayor cobertura que los propios arrecifes (Rioja-Nieto 2007).

En el presente trabajo se evaluaron los cambios en la cobertura de nueve tipos de sustratos bentónicos asociados con los arrecifes de coral de la isla de Cozumel (México) después de que el huracán Emily afectó el área al alcanzar la categoría 4 con vientos sostenidos de entre 210 y 249 km h<sup>-1</sup> (Franklin y Brown 2006). La zona estudiada contiene parches de corales y está dominada principalmente por macroalgas, pastos marinos, y arena y roca con vegetación limitada (Rioja-Nieto 2007), típico de muchos sistemas arrecifales del Caribe.

November, with more activity in August and September (Lugo-Fernández and Gravois 2010). The marine habitats in the area contain a mixture of fringing reefs, patch reefs, and mixed corals on hard substrate that occur together with algal and seagrass beds, and mangrove areas. The shallow sublittoral slope tends to be narrow and descends gradually from the shores, with the most highly developed reefs found along the edge of the SW insular shelf (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren 1988).

A Geographic Information System (GIS) of the reef landscape of Cozumel Island was constructed as a management tool for the Cozumel Reefs National Park (Rioja-Nieto and Sheppard 2008). Marine habitat boundaries (polygons) were delineated from aerial photographs to represent the shallow marine habitats of the island. Between September and November 2004, 56 transects along the west coast of the island were examined, encompassing 318 polygons. The polygons were ground-truthed by snorkeling from the shore and moving seawards, recording quantitative estimates on the percent of cover of benthic substrates (table 1) up to a distance of 10 m to each side of the observer. Latitude, longitude, and depth were recorded when a habitat change was observed and transects were continued until an underwater cliff or a depth of 21 m was reached. Ground-truthed sites were utilized to obtain significant habitat classes and construct the GIS. Two months after Hurricane Emily, 71 of the ground-truthed sites were re-examined during September and October 2005, before the passage of Hurricane Wilma. The Cozumel coast has an approximate north-south alignment and re-visited sites were spread out along 30 km of the west coast of the island and latitude was used as a measure of spatial location (see below).

The coverage of the different substrates was not normally distributed ( $P < 0.05$ ) and none of the several types of transformation remedied this condition. A Wilcoxon signed rank sum test for paired data was performed to establish whether the average coverage of each evaluated substrate changed after the hurricane. Percent change for each substrate type was estimated as the absolute value of the difference

## MATERIALES Y MÉTODOS

La isla de Cozumel se encuentra aproximadamente a 20 km de la costa de Quintana Roo, en el Caribe mexicano (INE 1998). La temporada de huracanes comienza en junio y dura hasta finales de noviembre, con mayor actividad en agosto y septiembre (Lugo-Fernández y Gravois 2010). Los hábitats marinos en el área contienen una mezcla de arrecifes marginales, arrecifes de parche y corales mixtos sobre sustrato duro, que se encuentran junto con praderas algales y de pastos marinos, así como zonas de manglar. El somero talud sublittoral tiende a ser estrecho y desciende gradualmente de la costa, encontrándose los arrecifes más desarrollados a lo largo del borde de la plataforma insular suroccidental (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren 1988).

Se construyó un Sistema de Información Geográfica (SIG) del paisaje arrecifal de la isla de Cozumel como una herramienta de manejo para el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (Rioja-Nieto y Sheppard 2008). Se delinearon los límites de los hábitats marinos (polígonos) a partir de fotografías aéreas para representar los hábitats marinos someros de la isla. Entre septiembre y noviembre de 2004, se examinaron 56 transectos en la costa oeste de la isla, abarcando 318 polígonos. La verificación en campo (*ground truth*) se realizó mediante buceo con esnórquel de la costa hacia el mar, registrándose estimaciones cuantitativas del porcentaje de cobertura de los sustratos bentónicos (tabla 1) hasta una distancia de 10 m a cada lado del observador. Al observarse un cambio de hábitat se registraron la latitud, longitud y profundidad, y los transectos continuaron hasta alcanzar un acantilado submarino o una profundidad de 21 m. Los sitios examinados fueron usados para obtener los principales tipos de sustratos y construir el SIG. Dos meses después del huracán Emily, se reexaminaron 71 de los sitios en septiembre y octubre de 2005, antes del paso del huracán Wilma. La alineación de la costa de Cozumel es aproximadamente de norte a sur y los sitios revisitados se distribuyeron a lo largo de 30 km de la costa oeste de la isla, por lo que la latitud se usó como una medida de la localización espacial (ver abajo).

**Table 1.** Categories of benthic substrates for which quantitative estimates were recorded at 71 sites before and after Hurricane Emily affected Cozumel Island in July 2005.

**Tabla 1.** Categorías de los sustratos bentónicos de los cuales se registraron estimaciones cuantitativas en 71 sitios antes de que el huracán Emily afectara la isla de Cozumel en julio de 2005.

|                     |   |
|---------------------|---|
| Biotic substrates:  | Macroalgae<br>Hard corals<br>Soft corals<br>Reef rock (mixed old reef rock with presence, coverage <5%, of live hard coral)<br>Seagrass<br>Rubble |
| Abiotic substrates: | Rock (old reef, no corals)<br>Sand over rock (thin layer of sand ~1 cm covering rock and/or reef rock)<br>Sand<br>Macroalgae                      |

between percent coverage before and after the hurricane. Accumulative percent of change for each re-visited site was then calculated as the sum of percent change in coverage for each substrate type within each site. A Spearman rank correlation analysis was performed to establish whether accumulative change observed at each site had a horizontal (location) and/or vertical (depth) pattern. This statistic was also used to explore relationships of depth and latitude with each substrate type.

Given that coral reefs can act as natural barriers that reduce the impact of wave action and currents (Hoegh-Guldberg 1999, Sheppard *et al.* 2005) and that the most highly developed reefs in Cozumel are found along the edge of the SW insular shelf (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren 1988), the effect of geographic location (latitude) and depth of the revisited sites on the accumulative percent of change was explored. A conditioning plot, which relates the accumulative percent of change for each site to latitude at different depths (Crawley 2002), was used to evaluate the combined effect of these two parameters on the amount of change caused by the hurricane. Statistical analyses were performed using S-Plus 6.2 software.

## RESULTS

Cover of all evaluated substrates differed after the hurricane (table 2) but only four substrate types changed significantly ( $P < 0.05$ ): sand and sand over rock increased 22% and 109%, respectively, while seagrass and hard corals decreased 56% and 63%, respectively (fig. 1).

There was no overall correlation between latitude of the sites (Spearman's  $\rho = 0.2307$ ,  $P = 0.0536$ ), nor their average depth (Spearman's  $\rho = 0.0086$ ,  $P = 0.9421$ ), against accumulative percent of change. This was further investigated by including the confounding effect of depth and

**Table 2.** Average percent of cover ( $\pm$ SE) of substrate before and after Hurricane Emily. The number in parentheses indicates the total number of observations for each type of substrate.

**Tabla 2.** Porcentaje promedio de cobertura ( $\pm$ EE) de los sustratos antes y después del huracán Emily. El número entre paréntesis indica el número total de observaciones para cada tipo de sustrato.

| Substrate type      | Before          | After          |
|---------------------|-----------------|----------------|
| Sand (61)           | 42.7 $\pm$ 5.07 | 51.9 $\pm$ 4.6 |
| Rubble (26)         | 14.8 $\pm$ 3.39 | 17.3 $\pm$ 3.2 |
| Rock (26)           | 14.4 $\pm$ 4.60 | 11.1 $\pm$ 2.8 |
| Sand over rock (18) | 21.6 $\pm$ 7.10 | 45.2 $\pm$ 8.1 |
| Seagrass (27)       | 47.6 $\pm$ 7.50 | 20.8 $\pm$ 6.1 |
| Reef rock (4)       | 11.2 $\pm$ 4.20 | 2.5 $\pm$ 2.5  |
| Hard corals (9)     | 5.6 $\pm$ 3.60  | 2.1 $\pm$ 1.1  |
| Soft corals (26)    | 7.8 $\pm$ 2.80  | 5.1 $\pm$ 1.6  |
| Macroalgae (60)     | 30.2 $\pm$ 4.40 | 27.7 $\pm$ 3.6 |

La cobertura de los diferentes sustratos no presentó una distribución normal ( $P < 0.05$ ) y ninguna transformación corrigió esta condición. Se realizó una prueba de suma de rangos de Wilcoxon para datos apareados para determinar si la cobertura promedio de cada sustrato evaluado cambió después del huracán. Se estimó el cambio porcentual para cada tipo de sustrato como el valor absoluto de la diferencia entre la cobertura porcentual antes y después del huracán. El porcentaje acumulado de cambio para cada sitio revisitado se calculó como la suma del cambio porcentual de cobertura para cada tipo de sustrato en cada sitio. Se realizó un análisis de correlación de rangos de Spearman para establecer si el cambio acumulado observado para cada sitio presentaba un patrón horizontal (ubicación) y/o vertical (profundidad). Este estadístico también se usó para analizar las relaciones de la profundidad y latitud con cada tipo de sustrato.

Dado que los arrecifes de coral pueden actuar como barreras naturales que reducen el impacto del oleaje y las corrientes (Hoegh-Guldberg 1999, Sheppard *et al.* 2005) y que los arrecifes más desarrollados de Cozumel se encuentran en el borde de la plataforma insular suroccidental (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren 1988), se analizó el efecto de la ubicación geográfica (latitud) y la profundidad de los sitios revisitados sobre el porcentaje acumulado de cambio. Se usó un diagrama de condicionamiento, que relaciona el cambio de porcentaje acumulado para cada sitio con la latitud a diferentes profundidades (Crawley 2002), para evaluar el efecto combinado de estos dos parámetros sobre la magnitud del cambio causado por el huracán. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa S-Plus 6.2.

## RESULTADOS

La cobertura de todos los sustratos evaluados difirió después del huracán (tabla 2) pero solamente cuatro sustratos cambiaron significativamente ( $P < 0.05$ ): la cobertura de arena y arena sobre roca aumentó 22% y 109%, respectivamente, mientras que la de pastos marinos y corales duros disminuyó 56% y 63%, respectivamente (fig. 1).

No se observó ninguna correlación general entre la latitud de los sitios ( $\rho$  de Spearman = 0.2307,  $P = 0.0536$ ), ni su profundidad promedio ( $\rho$  de Spearman = 0.0086,  $P = 0.9421$ ), con respecto al porcentaje acumulado de cambio. Esto se investigó más a fondo incluyendo el efecto combinado de la profundidad y ubicación de los sitios (fig. 2). Se observó una dispersión considerable en cada uno de los seis intervalos de profundidad. No obstante, para los sitios más someros, entre 0.5 y 5.5 m (fig. 2a–b), el porcentaje acumulado de cambio aumentó hacia el norte de la isla ( $P < 0.03$ ). Para los sitios más profundos (fig. 2c–f), no se observó ningún efecto evidente de la ubicación. Sólo un tipo de sustrato mostró una correlación con la ubicación o profundidad; éste fue el hábitat de corales suaves, que resultó menos afectado con el aumento de la profundidad ( $\rho$  de Spearman =  $-0.41$ ,  $P = 0.0425$ ).

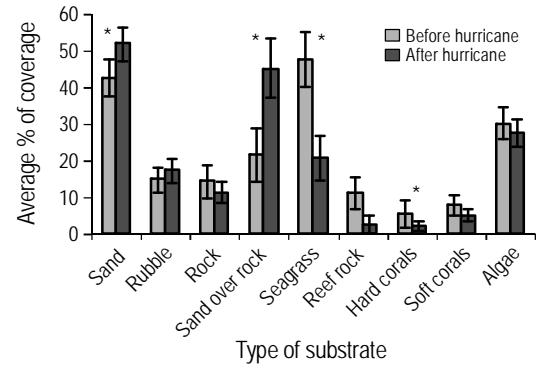
location of the sites (fig. 2). Considerable scatter was observed in each of the six depth ranges. However, for the shallowest sites, between 0.5 and 5.5 m (fig. 2a–b), the accumulative percent of change increased towards the north of the island ( $P < 0.03$ ). For deeper sites (fig. 2c–f) no evident effect of location was observed. Only one substrate type showed a correlation with location or depth; this was the soft coral habitat, which was less affected as depth increased (Spearman's  $\rho = -0.41$ ,  $P = 0.0425$ ).

## DISCUSSION

The increased cover of sand and sand over rock substrates was expected, given that hurricanes are known to cause a high transport of sediments (Mah and Stearn 1986, Reading 1990), causing burial of benthic substrates (Fourqurean and Rutten 2004). This concurs with the high erosion of coral reefs (Álvarez-Filip and Gil 2006, Álvarez del Castillo-Cárdenas *et al.* 2008) and sandy beaches (R Cudney, pers. comm.) of Cozumel after the hurricane had passed. Tourism developers in this area commonly create artificial sand beaches and the artificially replaced sand may be removed and smother the adjacent coral reefs after tropical storms, as has been observed in nearby Cancún (González-Cano, pers. comm.). This highlights the need to consider the risk of artificial beaches.

Hard coral cover decreased 63% after the hurricane. The coral habitats in the back-reef environments consist of small colonies within sites dominated by other types of substrates (i.e., sand, macroalgae, and seagrass) rather than “true” coral reef areas. Small colonies are more susceptible to burial (Woodley *et al.* 1981, Bythel *et al.* 1993, Massel and Done 1993) and, therefore, the reduction of hard coral cover can be attributed to the increased cover of sand. Coverage of a reef flat dominated by branching *Porites* was reduced by 73%, which corresponds to the reduction observed by Álvarez-Filip *et al.* (2009) for *Porites porites* in barrier reefs of Cozumel after Emily. Branching corals are very susceptible to mechanical breakage by waves, and currents and storms aid in their dispersal by fragmentation (Jackson 1991). It has been suggested that this type of corals could play an important role in the recovery of reef communities in Cozumel (Álvarez-Filip *et al.* 2009). Recent studies suggest that the frequency of major hurricanes in the Atlantic will increase (Bender *et al.* 2010), and reefs dominated by branching coral species may become more vulnerable to hurricane effects than those dominated by the massive species type; however, this needs to be evaluated.

Seagrass was considerably reduced (~56%); however, no significant change was observed in macroalgae two months after Hurricane Emily. This was surprising and contrasts with previous observations where, in general, seagrasses (particularly *Thalassia testudinum*, which was commonly observed in this study) appear to be less susceptible to hurricane effects



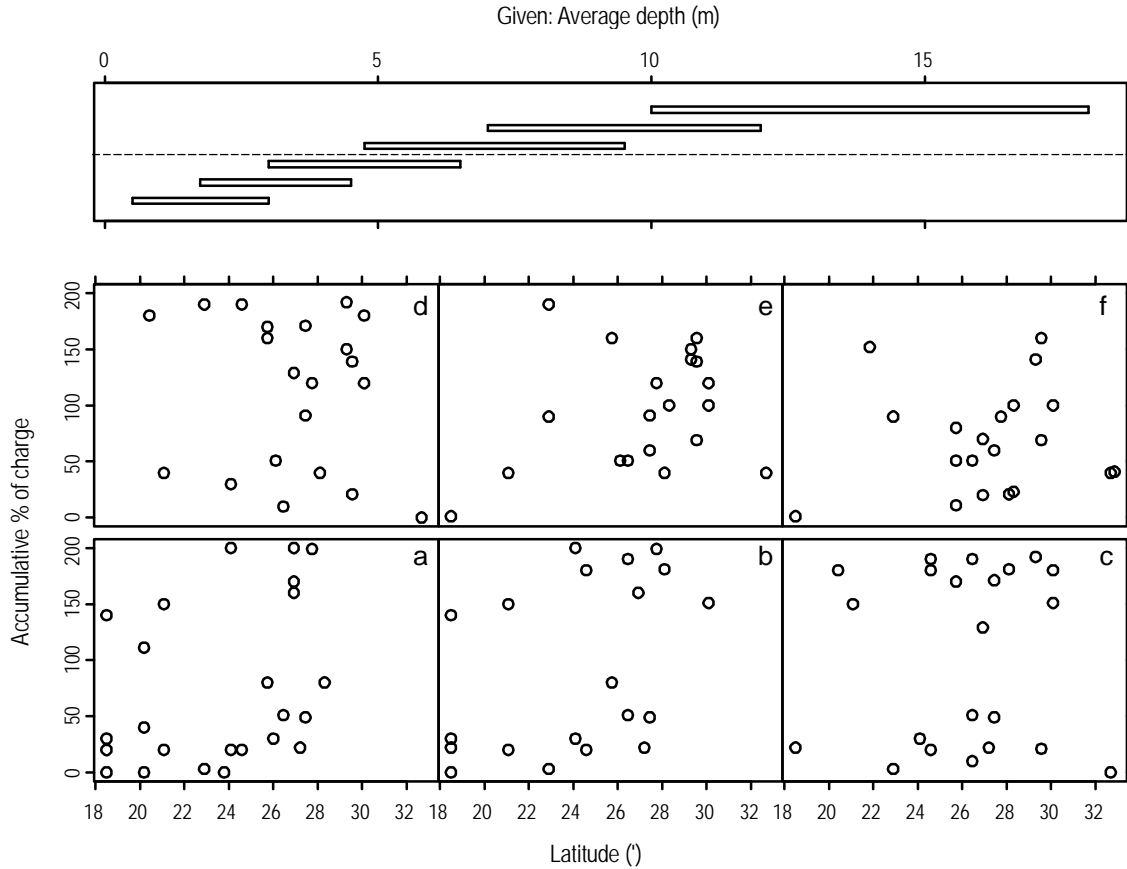
**Figure 1.** Average percent of coverage of the evaluated substrates before and after Hurricane Emily affected Cozumel Island. Error bars = SE. Asterisks indicate a significant difference.

**Figura 1.** Porcentaje promedio de cobertura de los sustratos evaluados antes y después que el huracán Emily afectó la isla de Cozumel. Barras de error = error estándar. Los asteriscos indican una diferencia significativa.

## DISCUSIÓN

El incremento de la cobertura de los sustratos de arena y arena sobre roca era de esperarse, ya que los huracanes transportan una gran cantidad de sedimentos (Mah y Stearn 1986, Reading 1990), que cubren a los sustratos bentónicos (Fourqurean y Rutten 2004). Esto coincide con la alta erosión de los arrecifes de coral (Álvarez-Filip y Gil 2006, Álvarez del Castillo-Cárdenas *et al.* 2008) y las playas arenosas (R Cudney, com. pers.) de Cozumel después del paso del huracán. En esta zona los desarrolladores turísticos comúnmente crean playas arenosas artificiales y durante las tormentas tropicales esta arena agregada artificialmente puede ser removida y sofocar los arrecifes de coral adyacentes, como se ha observado en Cancún (González-Cano, com. pers.). Esto pone de manifiesto la necesidad de considerar el riesgo que implica la construcción de playas artificiales.

La cobertura de corales duros decreció 63% después del huracán. Los hábitats coralinos en los ambientes postarrecifales están formados por colonias pequeñas dentro de sitios dominados por otros tipos de sustratos (i.e., arena, macroalgas y pastos marinos) más que de “verdaderas” zonas de arrecifes coralinos. Las colonias pequeñas son más susceptibles de ser enterradas (Woodley *et al.* 1981, Bythel *et al.* 1993, Massel y Done 1993) y, por ende, se puede atribuir la reducción de la cobertura de corales duros al incremento de la cobertura de arena. La cobertura en una plataforma arrecifal somera dominada por especies ramificadas de *Porites* se redujo en un 73%, lo que corresponde a la reducción de *Porites porites* observada por Álvarez-Filip *et al.* (2009) en los arrecifes de barrera de Cozumel después del paso del huracán Emily. Los corales ramificados son muy susceptibles a la rotura provocada por el oleaje, y las corrientes y tormentas ayudan a la dispersión por fragmentación (Jackson 1991). Se



**Figure 2.** Conditioning plot of the accumulative percent of change and location of re-visited sites on the west coast of Cozumel Island with six separate plots conditioned on the values of depth shown in the top panel. Range of depth values vary from panel to panel and overlap at both ends: (a) 0.5–2.25 m, (b) 2.0–4.5 m, (c) 3.0–6.5 m, (d) 4.5–9.0 m, (e) 7.0–12.0 m, and (f) 10.0–18.0 m.

**Figura 2.** Diagrama de condicionamiento del porcentaje acumulado de cambio y la ubicación de los sitios revisitados en la costa oeste de la isla de Cozumel con seis gráficas condicionadas a los valores de profundidad que se muestran en el panel superior. Los valores del intervalo de profundidad varían de panel a panel y se traslapan en ambos lados: (a) 0.5–2.25 m, (b) 2.0–4.5 m, (c) 3.0–6.5 m, (d) 4.5–9.0 m, (e) 7.0–12.0 m y (f) 10.0–18.0 m.

than most macroalgae, given their deeply buried roots and rhizomes (Fourqurean and Rutten 2004, Cruz-Palacios and van Tussenbroek 2005). Although no distinction was made between psammophytic and epilithic macroalgae (drift algae were not considered as a substrate type for this study), the lack of change in algal coverage may be related to a rapid recovery of epilithic macroalgae since this group is known to recover very fast after a disturbance (Ballantine 1984, Diaz-Pulido and McCook 2002) and is probably benefited by the sudden increase of newly available substrate. A relatively large average patch size (~0.02 km<sup>2</sup>) of macroalgae was observed in Cozumel before the hurricane (Rioja-Nieto 2007) and patch size is known to be important for the recovery and colonization rates of this type of substrate by making spores and propagules available for recolonization of disturbed space (Mumby *et al.* 2005). Benthic macroalgae associated with back-reef and reef-slope communities in the Caribbean are known to show seasonal variation (higher abundances during summer and lower abundances during winter), with

ha sugerido que este tipo de coral puede jugar un papel importante en la recuperación de las comunidades arrecifales de Cozumel (Álvarez-Filip *et al.* 2009). Estudios recientes indican que la frecuencia de huracanes de gran intensidad aumentará en el Atlántico (Bender *et al.* 2010), y los arrecifes dominados por especies coralinas ramificadas podrían ser más vulnerables a sus efectos que los dominados por corales masivos; sin embargo, esto necesita ser evaluado.

La cobertura de pastos marinos se redujo considerablemente (~56%); sin embargo, no se observó un cambio significativo en la cobertura de macroalgas dos meses después del huracán Emily. Este hecho contrasta con observaciones previas que muestran que, en general, los pastos marinos (particularmente *Thalassia testudinum*, comúnmente observado en el presente estudio) parecen ser menos susceptibles a los efectos de los huracanes ya que sus raíces y rizomas están profundamente enterrados (Fourqurean y Rutten 2004, Cruz-Palacios y van Tussenbroek 2005). Aunque no se distinguió entre las macroalgas psamofíticas y epilíticas (las

no clear trend over time (Collado-Vides *et al.* 2005, Biber and Irlandi 2006, van Tussenbroek and van Dijk 2007). Both sampling periods (before and after the hurricane) were performed during the same season; therefore, differences due to seasonal variations can be considered negligible.

Shallow sites were less affected towards the south of the island and this may be related to the presence of highly developed reefs in that area (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren 1988). Coral reefs are known to protect the habitats on the leeward side and can act as natural barriers that reduce the impact of wave action and currents (Hoegh-Guldberg 1999, Sheppard *et al.* 2005). Important tourism infrastructure, such as high-end hotels and beach clubs, is located in this part of the island; therefore, in order to maintain the ecological services being provided by these barrier reefs, it is imperative to minimize the impact of tourism activities, such as an increase in suspended sediments and eutrophication of the water column caused by the percolation of hotel wastewater, which is commonly injected to the underground.

Cozumel reefs are considered healthy (Jordán-Dahlgren and Rodríguez-Martínez 2003, Álvarez-Filip *et al.* 2009) and even after major Hurricane Wilma caused a greater impact on them (Álvarez-Filip *et al.* 2009), reefs seem to show signs of recovery (Álvarez del Castillo-Cárdenas *et al.* 2008). Hurricane Emily caused marked or significant declines of all biotic categories other than macroalgae in the back-reef landscape, not only by decreasing coral and seagrass coverage but also by substantially increasing the amount of sand and sand over rock, which is the habitat suitable for further algal growth. Our results suggest that there was a faster recolonization of macroalgae, yet it is not known if the abundance of this type of substrate increased over time and this needs to be assessed. An increase in the abundance of macroalgae in Cozumel as a consequence of hurricanes coupled with an increase in inadequately regulated tourism activities could favor a phase shift on coral back-reef systems. Therefore, strategies such as an increase of complete no-take areas and sustained and active management of critical functional groups (Bellwood *et al.* 2004), further enforcement of regulations to limit the physical impact on the benthic substrates (Rioja-Nieto and Sheppard 2008), and adequate planning including all government levels and actors involved with the use of Cozumel's reefs and associated habitats should be strongly considered.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the National Council for Science and Technology (CONACYT, Mexico) for granting a scholarship to the first author; R Cudney-Bueno, manager of the Cozumel Reefs National Park, and the Marine Protected Area staff for the logistic support during the field trips; and three anonymous reviewers for their comments that improved the original manuscript.

algas de vida libre no fueron consideradas como un tipo de sustrato en este estudio), la constancia en la cobertura algal puede estar relacionada con una recuperación rápida de las macroalgas epilíticas dado que este grupo es capaz de recuperarse rápidamente después de una perturbación (Ballantine 1984, Diaz-Pulido y McCook 2002) y probablemente se benefició del incremento repentino de sustrato disponible. Antes del huracán se observó un tamaño promedio de parche relativamente grande de ~0.02 km<sup>2</sup> (Rioja-Nieto 2007) y se ha documentado que el tamaño del parche determina las tasas de recuperación y colonización de este tipo de sustrato al mantener esporas y propágulos disponibles para la recolonización del espacio perturbado (Mumby *et al.* 2005). Las macroalgas bentónicas asociadas con las comunidades postarrecifales y pendientes arrecifales del Caribe muestran una variación estacional (mayor abundancia en el verano y menor en el invierno), sin un patrón claro a través del tiempo (Collado-Vides *et al.* 2005, Biber e Irlandi 2006, van Tussenbroek y van Dijk 2007). Los muestreos antes y después del huracán se realizaron en la misma temporada del año, por lo que las diferencias debidas a las variaciones estacionales pueden considerarse insignificantes.

Los sitios someros resultaron menos afectados hacia el sur de la isla y esto puede estar relacionado con la presencia de arrecifes muy desarrollados en esa zona (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren 1988). Los arrecifes de coral protegen los hábitats localizados del lado de sotavento y pueden actuar como barreras naturales que reducen el impacto de la acción del oleaje y las corrientes (Hoegh-Guldberg 1999, Sheppard *et al.* 2005). Esta parte de la isla cuenta con mucha infraestructura turística, como hoteles de lujo y clubes de playa; por ende, a fin de mantener los servicios ecológicos proporcionados por estos arrecifes de barrera, es importante minimizar el impacto de las actividades turísticas, como el aumento de sedimentos suspendidos y la eutrofización de la columna de agua causada por la percolación de las aguas residuales de los hoteles, que suelen descargarse al subsuelo.

Los arrecifes de Cozumel se consideran saludables (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Álvarez-Filip *et al.* 2009) y aún después del paso del huracán Wilma que tuvo un gran impacto sobre ellos (Álvarez-Filip *et al.* 2009), parecen mostrar signos de recuperación (Álvarez del Castillo-Cárdenas *et al.* 2008). El huracán Emily causó reducciones marcadas o significativas de todas las categorías bióticas excepto las macroalgas en el paisaje postarrecifal, no sólo por la reducción de la cobertura de corales y pastos marinos sino también por el incremento sustancial de la cantidad de arena y arena sobre roca, un hábitat adecuado para mayor crecimiento algal. Nuestros resultados sugieren que hubo una recolonización más rápida de macroalgas, pero no se sabe si la abundancia de este tipo de sustrato aumentó con el tiempo por lo que es necesario evaluar esto. Un aumento de la abundancia de macroalgas en Cozumel como consecuencia de los huracanes junto con un incremento de actividades turísticas mal reguladas podría favorecer un

## REFERENCES

- Adams A. 2001. Effects of a hurricane on two assemblages of coral reef fishes: Multiple-year analysis reverses a false "snapshot" interpretation. *Bull. Mar. Sci.* 69: 341–356.
- Álvarez del Castillo-Cárdenas PA, Reyes-Bonilla H, Álvarez-Filip L, Millet-Encalada M, Escobosa-González LE. 2008. Cozumel Island, Mexico: A disturbance history. Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida, pp. 701–705.
- Álvarez-Filip L, Gil I. 2006. Effects of Hurricanes Emily and Wilma on coral reefs in Cozumel, Mexico. *Coral Reefs* 25: 583.
- Álvarez-Filip L, Millet-Encalada M, Reyes-Bonilla H. 2009. Impact of Hurricanes Emily and Wilma on the coral community of Cozumel Island, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 84: 296–306.
- Aronson RB, Precht WF. 2006. Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs* 25: 441–450.
- Ballantine DL. 1984. Hurricane-induced mass mortalities to a tropical subtidal algal community and subsequent recoveries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20: 75–83.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827–833.
- Bender MA, Knutson TR, Thomas R, Tuleya RE, Sirutis JJ, Vecchi GA, Garner ST, Held IM. 2010. Modeled impact of anthropogenic warming on the frequency of intense Atlantic hurricanes. *Science* 327: 454–458.
- Biber P, Irlandi EA. 2006. Temporal and spatial dynamics of macroalgal communities along an anthropogenic salinity gradient in Biscayne Bay (Florida, USA). *Aquat. Bot.* 85: 65–77.
- Bythell JC, Bythell M, Gladfelter EH. 1993. Initial results of a long-term coral reef monitoring program: Impact of Hurricane Hugo at Buck Island reef national monument, St. Croix, US Virgin Islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 172: 171–183.
- Collado-Vides L, Rutten LM, Fourqurean JW. 2005. Spatiotemporal variation of the abundance of calcareous green macroalgae in the Florida Keys: A study of synchrony within a macroalgal functional-form group. *J. Phycol.* 41: 742–752.
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Connell JH. 1997. Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs* 16: S101–S113.
- Crawley MJ. 2002. Statistical computing: An introduction to data analysis using S-Plus. John Wiley & Sons, Chichester, 761 pp.
- Cruz-Palacios V, van Tussenbroek BI. 2005. Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 324: 44–60.
- Diaz-Pulido G, McCook LJ. 2002. The fate of bleached corals: Patterns and dynamics of algal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233: 115–128.
- Emanuel KA. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686–688.
- Fenner DP. 1988. Some leeward reefs and corals of Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 42: 133–144.
- Fenner DP. 1991. Effects of Hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 48: 719–730.
- Fourqurean JW, Rutten LM. 2004. The impact of Hurricane Georges on soft-bottom, back reef communities: Site- and species-specific effects in South Florida seagrass beds. *Bull. Mar. Sci.* 75: 239–257.
- Franklin JL, Brown DP. 2006. Tropical Cyclone Report Hurricane Emily 11–21 July 2005. National Hurricane Center, NOAA, available at [http://www.nhc.noaa.gov/pdf/TCR-AL052005\\_Emilypdf](http://www.nhc.noaa.gov/pdf/TCR-AL052005_Emilypdf). Accessed 09 February 2012.
- cambio de fase en los sistemas postarrecifales. Por lo tanto, es importante considerar estrategias como un incremento de las áreas totalmente restringidas y el manejo sostenido y activo de grupos funcionales críticos (Bellwood *et al.* 2004), una mayor aplicación de reglamentos para limitar el impacto físico sobre los sustratos bentónicos (Rioja-Nieto y Sheppard 2008), y una planificación adecuada que incluya todos los niveles gubernamentales y actores involucrados en el uso de los arrecifes de Cozumel y los hábitats asociados.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) la beca otorgada al primer autor; a R Cudney-Bueno, administrador del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, y el personal del área marina protegida su apoyo logístico durante el trabajo de campo; y a tres revisores anónimos sus comentarios valiosos que mejoraron el manuscrito original.

Traducido al español por Christine Harris.

- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: Impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology* 86: 174–184.
- Hoegh-Guldberg O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwat. Res.* 50: 839–866.
- Hughes TP. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- INE. 1998. Programa de Manejo del Parque Marino Nacional Arrecifes de Cozumel, Quintana Roo, México. Instituto Nacional de Ecología, Mexico City, 164 pp.
- Jackson JBC. 1991. Adaptation and diversity of reef corals. *Bioscience* 41: 475–482.
- Jordán-Dahlgren E. 1988. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel, México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx.* 15: 195–208.
- Jordán-Dahlgren E, Rodríguez-Martínez RE. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. In: Cortés J (ed.), *Latin American Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp. 131–158.
- Klotzbach PJ, Gray WM. 2008. Multidecadal variability in North Atlantic tropical cyclone activity. *J. Clim.* 21: 3939–3935.
- Knowlton N. 1992. Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *Am. Zool.* 32: 674–682.
- Lugo-Fernández A, Gravois M. 2010. Understanding impacts of tropical storms and hurricanes on submerged bank reefs and coral communities in the northwestern Gulf of Mexico. *Cont. Shelf Res.* 30: 1226–1240.
- Mah AJ, Stearn CW. 1986. The effect of Hurricane Allen on the Bellairs fringing reef, Barbados. *Coral Reefs* 4: 169–176.
- Massel SR, Done TJ. 1993. Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: Meteorology, hydrodynamics and demography. *Coral Reefs* 12: 153–166.
- Mumby PJ, Foster NL, Gynn Fahy EA. 2005. Patch dynamics of coral reef macroalgae under chronic and acute disturbance. *Coral Reefs* 24: 681–692.
- Preen AR, Lee Long WJ, Coles RG. 1995. Flood and cyclone related loss, and partial recovery of more than 1000 km<sup>2</sup> of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat. Bot.* 52: 3–17.



- Reading AJ. 1990. Caribbean tropical storm activity over the past four centuries. *Int. J. Climatol.* 19: 365–376.
- Rioja-Nieto R. 2007. Landscape ecology and conservation of the Cozumel Reefs National Park, Mexico. PhD thesis, Warwick University, UK, 150 pp.
- Rioja-Nieto R, Sheppard C. 2008. Effects on management strategies on the landscape ecology of a Marine Protected Area. *Ocean Coast. Manage.* 51: 397–404.
- Rogers CS, Miller IR. 2006. Permanent “phase shifts” or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US Virgin Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 306: 103–114.
- Sheppard C, Dixon DJ, Gourlay M, Sheppard A, Payet R. 2005. Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: Examples from the Seychelles. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64: 223–234.
- Smith DM, Eade R, Dunstone NJ, Fereday D, Murphy JM, Pohlmann H, Scaife AA. 2010. Skilful multi-year predictions of Atlantic hurricane frequency. *Nat. Geosci.* 3: 846–849.
- Steneck RS. 2006. Staying connected in a turbulent world. *Science* 311: 480–481.
- Van Tussenbroek BI, van Dijk JK. 2007. Spatial and temporal variability in biomass and production of psammophytic *Halimeda Incrassata* (Bryopsidales, Chlorophyta) in a Caribbean reef lagoon. *J. Phycol.* 43: 69–77.
- Woodley JD, Chornesky EA, Clifford PA, Jackson JBC, Kaufman LS, Knowlton N, Lang JC, Pearson MP, Porter JW, Rooney MC, Rylaarsdam KW, Tunnicliffe VJ, Wahle CM, Wulff JL, Curtis ASG, Dallmeyer MD, Jupp BP, Koehl MAR, Niegel J, Sides EM. 1981. Hurricane Allen’s impact on Jamaican coral reefs. *Science* 214: 749–755.

*Received August 2010,  
received in revised form September 2011,  
accepted October 2011.*